

Fischzähne aus dem Oberjura Nordwesteuropas - Systematik, Biogeochemie und Palökologie

Dissertation
von Alexander Mudroch

2001

Universität Hannover

Kurzfassung

Mergelproben aus dem Oberjura von Norddeutschland und Nordfrankreich (Boulonnais) haben ca. 20.000 systematisierbare Mikrovertebratenreste erbracht, die 58 Taxa von Elasmobranchiern und Actinopterygiern zugeordnet werden konnten. Die daraus resultierenden Faunenlisten für die einzelnen Zeitabschnitte des norddeutschen Oberjura und die beiden Faziestypen der nordfranzösischen Proben (normalmarine und brackische Faunen) weisen eine Vielzahl von Taxa erstmalig aus. In den Faunenzusammensetzungen von zahlreichen Probenschichten machen sich deutliche Unterschiede zwischen solchen aus normalmarinen (euhalinen) und solchen aus nicht-normalmarinen (hypo- bzw. hypersalinen) Lebensräumen bemerkbar. Dies ist in erster Linie auf die Menge und Zusammensetzung des Elasmobranchier-Anteils zurückzuführen, wohingegen die Actinopterygier-Anteile sich wohl eher aufgrund wechselnder Nahrungsangebote ändern. Geochemische Tracer-Analysen ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, REE, $\delta^{18}\text{O}$ und Multi-Element-Analysen) an Fischzähnen aus dem Kimmeridge und Tithon sollen zu unabhängigen Aussagen über die Salinitätsverhältnisse in den Ablagerungsräumen führen. Die in den Fischzähnen enthaltenen Sr-Konzentrationen (2000-4000 ppm) und die in ihnen meßbaren Sr-Isotopenverhältnisse können mit einer adaptierten geostatistischen Methode als in vivo eingebaute Menge klassifiziert werden. Die $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ -Analysen zeigen nur für die Mürder Mergel (Tithon) euhaline Isotopensignaturen, während die erhöhten Isotopenverhältnisse im Kimmeridge und den *Gigas*-Schichten (Tithon) auf Süßwasser-Salzwasser-Mischungen zurückgeführt werden müssen. Die $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ -Verhältnisse und die REE-Gehalte der Proben aus Boulogne zeigen dagegen deutliche diagenetische Überprägungen und lassen somit keine palökologischen Aussagen mehr zu. Lediglich die gemessenen $\delta^{18}\text{O}$ -Werte erlauben eine Bestimmung der Paläotemperaturen, die auf normale SST (Mittelwert: 22,2 °C) für den Zeitraum der Zahnbildung hinweisen. Die vergleichsweise hohen $\delta^{18}\text{O}$ -Werte und bimodale REE-Verteilungskurven der norddeutschen Proben werden als Ausdruck starker jahreszeitlicher Schwankungen von Wasserzufluß und Salinität (Saisonalität) gedeutet. Modellierungen der Paläosalinitäten im norddeutschen Kimmeridgium mithilfe der $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ -Verhältnisse und der $\delta^{18}\text{O}$ -Werte erbrachten Näherungswerte der Salinitäten für den Zeitraum der Süßwassereinträge (ca. 15-25 ‰) und langfristige Jahresmittelwerte (ca. 31-38 ‰) für die flachen Gewässer, die in den trockenen Monaten vermutlich von starken Eindampfungserscheinungen betroffen waren.

Schlagwörter:

Oberjura, Kimmeridgium, Tithonium, Oxfordium, Fischzähne, Actinopterygier, Elasmobranchier, Palökologie, Geochemie, Strontium, Isotopen, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, REE, $\delta^{18}\text{O}$, Norddeutschland, Boulonnais, Saisonalität

Abstract

Bulk samples of marly sediments from the Late Jurassic of Northern Germany and Northern France (Boulonnais) yielded app. 20,000 identifiable microvertebrate remains that were taxonomically grouped to 58 taxa of elasmobranchs and actinopterygians. Resulting faunal assemblages for chronological subdivisions of the German Late Jurassic and both sampled facies types from the Boulonnais (normal marine and brackish faunas) list most of the taxa for the first time. Faunal assemblages of sampled beds with many teeth are clearly different from normal marine (euhaline) or abnormal marine (hypo- resp. hypersaline) environments. This is mainly due to the fact that number and composition of elasmobranchs are distinct, whereas the composition of actinopterygians is assumed to change mainly with varying dietary offers. Geochemical tracer analyses ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, REE, $\delta^{18}\text{O}$, and multi-element-analyses) performed on selected fish teeth from the Kimmeridgium and Tithonium should lead to independent indications for the salinity conditions in the sedimentation areas. Sr concentrations in fish teeth (2000-4000 ppm) and measurable Sr isotope ratios were able to be classified as pristine with an adapted geostatistical method. Regarding $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ analyses, euhaline isotope signatures are reproduced only in samples from the Muender Marls (Tithon), whereas elevated isotope signatures in samples from the Kimmeridgian and the *Gigas*-beds (Tithon) are most probably resulting from freshwater-saltwater-mixing. $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ and REE in samples from the Boulonnais clearly show diagenetic overprinting and therefore are unsuitable for further paleoecological interpretation. Only their $\delta^{18}\text{O}$ values justify a calculation of paleotemperature which gave a reasonable mean average SST of 22.2 °C for the time interval of odontogenesis. Relatively high $\delta^{18}\text{O}$ and bimodal REE patterns were interpreted as an indication of strong seasonal oscillations of water influx and salinity. Paleosalinities for the northgerman Kimmeridgian were modeled on the basis of $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ ratios and $\delta^{18}\text{O}$ values. They gave salinity proxies for the time of freshwater input (app. 15-25 permil) and approximated annual averages (app. 31-38 permil) for the shallow marine habitats, that presumably suffered high evaporation stress during the dry period.

Keywords:

Late Jurassic, Kimmeridgium, Tithonium, Oxfordium, fish teeth, actinopterygians, elasmobranchs, paleoecology, geochemistry, strontium, isotopes, $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, REE, $\delta^{18}\text{O}$, Northern Germany, Boulonnais, seasonality

INHALT

0. VORWORT UND DANKSAGUNG	1
1. EINLEITUNG	3
2. LOKALITÄTEN, PROBEN, MATERIAL	5
2.1. Lokalitäten und Probennahme	5
2.1.1. Norddeutschland	5
2.1.2. Nordfrankreich	8
2.2. Probenaufbereitung	8
2.2.1. Chemische Aufbereitung der Großproben	8
2.2.2. Schwereretrennung von Lösungsrückständen	10
2.3. Material	12
2.3.1. Auslesen der Vertebratenreste	12
2.3.2. Untersuchte und dokumentierte Vertebratenreste	12
2.4. Liste der verwendeten Abkürzungen	12
3. SYSTEMATISCHE PALÄONTOLOGIE	15
3.1. Bemerkungen zur Taxonomie von Mikrovertebratenresten	15
3.2. Systematische Kurzbeschreibungen	16
3.2.1. Ordnung Hybodontiformes	16
3.2.2. Ordnung Synechodontiformes	18
3.2.3. Ordnung Squaliformes	19
3.2.4. Ordnung Squatiniformes	20
3.2.5. Ordnung Heterodontiformes	20
3.2.6. Ordnung Orectolobiformes	21
3.2.7. Ordnung Carcharhiniformes	22
3.2.8. Ordnung Rajiformes	23
3.2.9. Ordnung Semionotiformes	25
3.2.10. Ordnung Pycnodontiformes	26
3.2.11. Ordnung Macrosemiiformes	28
3.2.12. Ordnung Ionoscopiformes	29
3.2.13. Ordnung Amiiiformes	30
3.2.14. Ordnung Aspidorhynchiformes	31
3.2.15. Ordnung Pachycormiformes	32
3.2.16. Ordnung Ichthyodectiformes	32
3.2.17. Ord. indet.	32
3.2.18. Ordnung Crocodylia	33
3.3. Faunenlisten von Norddeutschland	33
3.3.1. Oxfordium	33
3.3.2. Kimmeridgium	35
3.3.3. Tithonium	37
3.4. Faunenlisten der Lokalität Boulogne	40
3.4.1. Faunen der euhalinen Schichten des Boulonnais	40
3.4.2. Die Brackwasser-Fauna der Grès de la Crèche	42

4. GEOCHEMISCHE UNTERSUCHUNGEN	44
4.1. Auswahl der Untersuchungsmethoden	44
4.2. Strontium-Isotopengeochemische Analysen	45
4.2.1. Zur Geochemie von Strontium	45
4.2.2. Sr und ⁸⁷ Sr/ ⁸⁶ Sr-Verhältnisse in fossilen Fischzähnen	54
4.2.3. Rb/Sr-Analysen in Sedimentproben	69
4.3. REE-Analysen	73
4.3.1. Zur Geochemie der REE	73
4.3.2. REE in fossilen Fischzähnen und Sedimentproben	74
4.4. Ergänzende geochemische Untersuchungen	81
4.4.1. δ ¹⁸ O im Phosphat fossiler Fischzähne	81
4.4.2. P, Ca, Mg, Na, K, Fe und Mn in Zähnen von <i>Lepidotes</i> sp	86
5. PALÖKOLOGIE	91
5.1. Faunenzusammensetzungen	91
5.1.1. Zur Taphonomie von Mikrovertebratenassoziationen	91
5.1.2. Fischfaunen im Oberjura von Norddeutschland	93
5.1.3. Fischfaunen im Oberjura des Boulonnais	102
5.2. Ernährungsweisen	105
5.2.1. Lebens- und Ernährungsweise von Fischen im Oberjura	105
5.2.2. Ernährungsweisen der Fische in den analysierten Faunen	108
5.3. Paläosalinität	109
5.3.1. Faunistische Salinitätsindikationen	109
5.3.2. Geochemische Salinitätsindikationen	110
5.3.3. Salinitätsmodellierungen für das norddeutsche Kimmeridgium	111
5.4. Marine Lebensräume im nordwesteuropäischen Oberjura	117
5.4.1. Klimatische Rahmenbedingungen	117
5.4.2. Das Norddeutsche Becken	117
5.4.3. Das Boulonnais	121
6. ZUSAMMENFASSUNG	122
7. ENGLISH SUMMARY	125
8. ANGEFÜHRTE SCHRIFTEN	128
ANHÄNGE A-E	A1
TAFELN	A24
LEBENS LAUF	A38

1. Einleitung

Mit der Untersuchung von Mikrovertebratenresten aus den Kimmeridge-Mergeln (Malm, Kimmeridgium¹), die im Kalksteinbruch der Rohstoffwerke Oker AG am Langenberg bei Goslar/Oker am Harznordrand aufgeschlossen sind, erfolgte erstmalig 1993 im Rahmen einer Diplomarbeit am Institut für Geologie und Paläontologie der Universität Hannover (MUDROCH 1993) die gründliche systematische Bearbeitung von isolierten Knochenfischresten (es handelt sich dabei im Wesentlichen um die Zähne von Actinopterygiern) aus dem Mesozoikum. In dieser Arbeit und zwei folgenden Aufsätzen (MUDROCH & THIES 1996, THIES & MUDROCH 1996) konnte ein Großteil der aufgefundenen Knochenfischreste mehreren Taxa von jurazeitlichen Strahlenflossern (Osteichthyes, Actinopterygii) zugeordnet werden. Die Zähne wurden ausführlich beschrieben (MUDROCH & THIES 1996) und durch REM-Aufnahmen abgebildet, da sie in der Regel unter 1 mm groß sind. Als Grundlage diente dabei ein Material von ca. 7000 isolierten Zähnen, das aus 24 beprobten Schichten des Profils am Langenberg/Oker stammte. Bei der Zählung und schichtweisen statistischen Auswertung des Zahnmaterials stellte sich heraus, dass die Zusammensetzung der Fischfaunen in den einzelnen Schichten z. T. erheblich schwankt. Um dies zu interpretieren, wurde eine intensive Literaturstudie betrieben, vornehmlich um sich ein Bild zu machen, ob Schwankungen der Paläomilieubedingungen im ehemaligen Lebens- und Ablagerungsraum der Kimmeridge-Schichten die Ursache für die beobachteten Veränderungen im Faunenbild waren. Dabei zeigte sich, dass es eine Vielzahl von Faunenanzeigen für das norddeutsche Kimmeridgium gab, die auf aberrante Paläosalinitäten hinwiesen. Kurioserweise reichte die Bandbreite der vermuteten Salinitäten für diesen Zeitbereich von Süßwassereinflüssen bis Versalzungserscheinungen, je nach untersuchter Organismengruppe. Diese konträren Salinitätsanzeiger treten dabei nicht nur von Probe zu Probe auf, sondern sogar innerhalb ein und derselben Mikroprobe. Dieser scheinbare Widerspruch war zum damaligen Zeitpunkt mit den zur Verfügung stehenden Mitteln nicht auflösbar. Es ergab sich also die Notwendigkeit, die Frage nach der Ursache für die vermuteten Salinitätsschwankungen und eine etwaige Eingrenzung dieser Schwankungsbreite mit geeigneten methodischen Ansätzen weiterzuverfolgen.

Der erste Gedanke war, die Untersuchung der Fischfaunen auf einen größeren zeitlichen Rahmen (Oxfordium-Tithonium) auszudehnen und demzufolge die systematische Beprobung von möglichst vielen geeigneten Oberjura-Aufschlüssen im niedersächsischen Raum auf Mikrovertebratenreste hin zu versuchen. Da mit solch einer Vorgehensweise aber eventuelle Endemismen der Fischfauna des Norddeutschen Oberjurabeckens schwer einzuschätzen gewesen wären, musste ein vom Norddeutschen Becken unabhängiges vollmarines Referenzprofil gleichen oberjurassischen Alters hinzugezogen werden, das genügend Mikrovertebraten führende Schichten aufweist und in sedimentologischer Hinsicht schon gut untersucht war. Dies alles traf zu für einen Küstenaufschluss in der Nähe der nordfranzösischen Hafenstadt Boulogne-sur-Mer (Dept. Nord/Pas-de-Calais), wo in mehreren Kliffprofilen an der Ärmelkanalküste Schichten des Oberjuras vom Kimmeridgium bis zur Jura-Kreide-Grenze aufgeschlossen sind. Eine umfassende sequenzstratigraphisch-sedimentologische Studie (PROUST et al. 1995) half zusammen mit einer intensiven Vorbeprobung bei der Auswahl der geeigneten Probenschichten und führte letztendlich zu einem reichhaltigen Material an Fischzähnen und -schuppen, das als Vergleichsmaterial für die vorliegende Studie dienen konnte.

¹ Die Unterscheidung zwischen Kimmeridge (lithostratigraphische Einheit) und Kimmeridgium (chronostratigraphische Einheit) ist im Norddeutschen Oberjurabecken deswegen sinnvoll, da die beiden Einteilungen aus Mangel an Leitfossilien oft nicht deckungsgleich benutzt werden können (GRAMANN et al 1997).

Bei der Suche nach einem von den zu erwartenden paläontologischen Befunden unabhängigen Untersuchungsansatz stießen der Betreuer dieser Arbeit, Prof. Dr. D. Thies, und der Verfasser der vorliegenden Schrift auf den Aufsatz einer anglo-skandinavischen Arbeitsgruppe von Paläontologen und Geochemikern, in der Fischreste aus dem Phanerozoikum auf ihre $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$ -Verhältnisse hin untersucht worden sind, um so Aussagen über die Paläosalinität ihrer Habitate zu treffen (SCHMITZ et al. 1991). Da es sich hierbei um den Test einer Hypothese handelte, wurden die einzelnen Fischfossilien vorher anhand vorhandener sedimentologischer und paläontologischer Herkunftsdaten einem von zwei aquatischen Milieus, entweder Süßwasser (freshwater) oder Meerwasser (marine), zugeordnet. Die analytischen Ergebnisse wurden dann mit diesen Aussagen verglichen und diskutiert. Als zusätzliche Kriterien wurden von den Autoren dieser Studie weitere Elementbestimmungen (Sr, Na, F, La) in den fossilen Fischzähnen vorgenommen und mit den Sr-Daten in Beziehung gesetzt. Dabei ergab sich eine große Übereinstimmung der aus den geochemischen Daten abgeleiteten Salinitätsindikationen mit den angenommenen aquatischen Milieus. Obwohl diese Methode vorerst nur qualitative Aussagen zuließ, war ihr großer Vorteil, dass sie an bioapatitischen Fischresten wie den Zähnen von fossilen Fischen durchführbar war und sich somit direkt Aussagen zur Paläosalinität der Fischhabitate treffen ließen. Damit war die geeignete Methode gefunden, mithilfe derer man sowohl eine geochemische als auch eine faunistische Salinitätsindikation an demselben Material von Mikrovertebratenresten, die ja das eigentliche Forschungsobjekt darstellen, gewinnen konnte. Ein zum überwiegenden Teil von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) finanziertes mehrjähriges Forschungsprojekt sollte nun untersuchen, ob es mithilfe der verwendeten geochemischen Methoden sowie einer faunistischen Analyse der neu aufgefundenen Mikrovertebratenvergesellschaftungen möglich ist, zu präziseren Aussagen über die Paläosalinitätsverhältnisse im Kimmeridgium Norddeutschlands zu kommen. Die Ergebnisse, die im Folgenden vorgestellt werden, bildeten den Schwerpunkt dieser Untersuchungen.

Die vorliegende Arbeit ist in drei Teile gliedert. Nach der Vorstellung der beprobten Lokalitäten und des daraus gewonnenen Materials werden zuerst die Ergebnisse der systematischen Bearbeitung der Mikrovertebratenreste in Form von Kurzbeschreibungen und kumulativen Faunenlisten vorgestellt. Dem folgt ein geochemischer Teil, der außer den Ergebnissen der Sr-Isotopen-Analysen an den Fischzähnen Ergebnisse von Analysen der Seltenen Erdelemente (REE), von $\delta^{18}\text{O}$ -Bestimmungen im Zahnphosphat und von einigen Elementbestimmungen mit der Mikrosonde an Schliffen von Zähnen vorstellt. Zuletzt folgt der palökologische Abschnitt, der auf der Grundlage der Ergebnisse des systematischen Teils Analysen der Faunenzusammensetzungen in bestimmten Probenschichten präsentiert und anschließend diese Aussagen mit den Paläomilieuindikationen der geochemischen Untersuchungen (insbesondere der Paläosalinitätsrekonstruktionen) zu einem synthetischen Bild der Paläomilieubedingungen in den unterschiedlichen behandelten Lebensräumen verknüpft. Das Schwergewicht liegt hierbei auf der Betrachtung des Lebensraums fossiler Fische im Kimmeridgium von Norddeutschland.

5. Palökologie

5.1. Faunenzusammensetzungen

5.1.1. Zur Taphonomie von Mikrovertebratenassoziationen

Am Anfang einer zahlenmäßigen Auswertung von Mikrovertebratenassoziationen muss die Frage stehen, ob es sich bei der vorliegenden Taphozönose einer Probenschicht um Überlieferungen einer Biozönose (überwiegend **autochthone** Elemente) oder um Zusammenschwemmungen bzw. Aufarbeitungen von Organismenresten (überwiegend **allochthone** Elemente) handelt, die nicht in einem ökologischen Zusammenhang zueinander stehen. Da wir es hier mit Fischen, also Nektonten, zu tun haben, ist der zweifelsfreie Nachweis von Autochthonie ohnehin nicht möglich. Fossile Reste von Fischen können allenfalls **parautochthon** sein, auch wenn sie dort eingebettet sind, wo sie gelebt haben. Abbildung 23 zeigt schematisch einige wichtige Prozesse, die die Taphonomie von disartikulierten marinen Fischresten beeinflussen. Da, abgesehen von SCHÄFER (1962), nur wenig darüber publiziert ist (Literaturüberblick bei ELDER & SMITH 1984 und SMITH et al. 1988) ist es unumgänglich, sich überwiegend auf Beobachtungen und empirische Daten zu stützen, die aus der eigenen langjährigen Praxis im Umgang mit marinen Mikrovertebraten aus verschiedenen Fundstellen stammen. Von diesen Überlegungen ausgehend ist es sinnvoll, drei Typen von Mikrovertebratenassoziationen zu unterscheiden. Nämlich Taphozönosen, die überwiegend aus parautochthonen, die überwiegend aus allochthonen und die zu ähnlich großen Teilen aus beiden Elementen zusammengesetzt sind.

Taphozönosen, die überwiegend aus parautochthonen Elementen bestehen, beinhalten hauptsächlich Zähne, die gut bis sehr gut erhalten sind, da sie aus den lebenden Fischen ausgebrochen sind und nicht oder nur sehr wenig transportiert wurden (MUDROCH & THIES 1996, SCHÄFER 1962). Vereinzelt gefundene größere Teile der Bezahnung eines Fisches, die aus einem zerfallenen Leichnam oder einem zerteilten Beutefisch stammen, können meist gut identifiziert werden und sind aufgrund ihrer geringen Zahl für die palökologische Betrachtung unbedeutend. Dieses gilt auch für isolierte Zähne, die von einem Raubfisch im Verdauungstrakt in den Ablagerungsort verbracht wurden. Sie sind zumeist schlecht erhalten und kaum identifizierbar, da sie von der Magensäure angeätzt wurden. Auch andere Teile des Fischskeletts werden gefunden, besonders Actinopterygier-Schuppen und Placoidschuppen von Elasmobranchiern, aber auch Wirbelkörper und andere Knochenfragmente von Haien und Knochenfischen. Auch sie stammen von Leichen, die vermutlich sehr schnell von Aasfressern disartikuliert worden sind. Vor allem der gute Erhaltungszustand von Placoidschuppen ist indikativ für ein schnelles Absinken der Fischreste zum Boden ohne nennenswerten Transport oder Umlagerung, da diese aufgrund ihrer Zerbrechlichkeit eine längerandauernde hydro-dynamische Beeinflussung kaum überstehen würden. Wenn die fossilen Fischreste aus einem mehr oder weniger eng umgrenzten Gebiet rund um den Ablagerungsort stammen, kann man sie als zu einem Habitat zugehörig bezeichnen. Eine Gleichzeitigkeit der durch sie repräsentierten Fische ist allerdings nicht gegeben, da die beprobten Mergel-Schichten in aller Regel einen größeren Zeitraum umfassen (1000-10.000 a) und damit einem gewissen Zeitquerschnitt darstellen. Unter der Annahme einer zeitlichen Konstanz dieses Habitats und seiner Bewohner würden solche Mikrovertebratenassoziationen aber die größtmögliche Näherung an eine ehemalige Fisch-Biozönose darstellen. Da sie folglich repräsentativ für das Habitat sind, kann man in solchen Fällen auch von Faunen im paläontologischen Sinne sprechen.

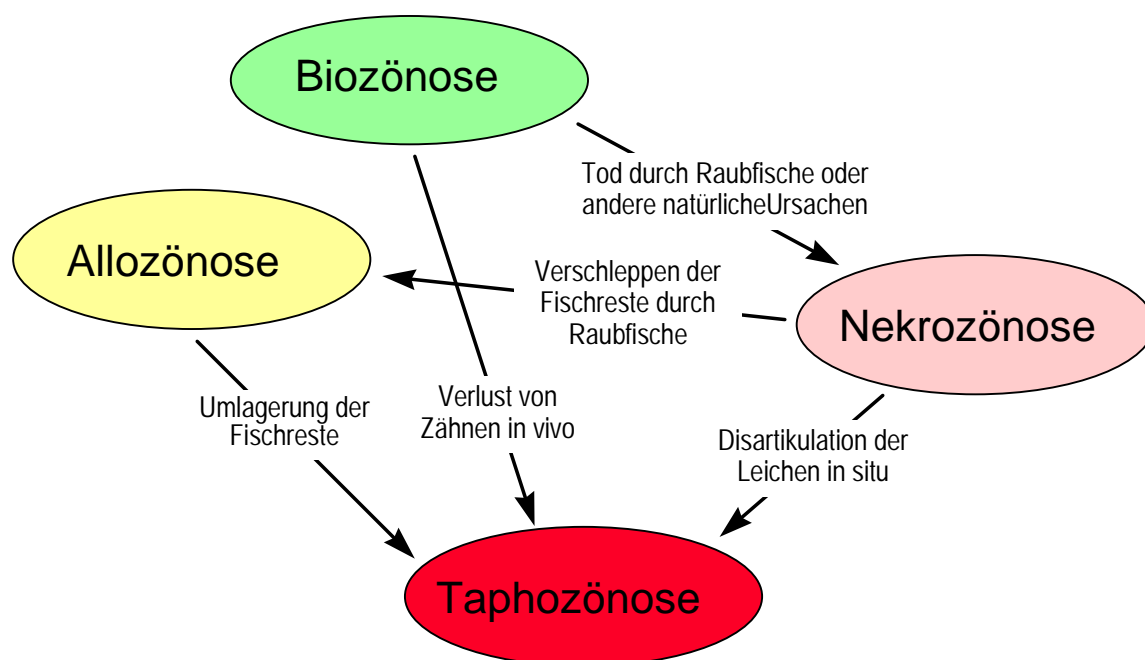


Abb. 23 Schematische Darstellung von einigen wichtigen taphonomischen Prozessen, die einen Einfluss auf die Ablagerung von isolierten marinen Fischresten haben. Biozönose = Lebensgemeinschaft von Fischen. Taphozönose = Gemeinschaft miteinander eingebetteter Fischreste. Nekrozönose = autochthone Gemeinschaft von toten Fischen. Allozönose = allochthone Gemeinschaft von Fischresten.

Taphozönosen, die überwiegend oder ausschließlich aus allochthonen Elementen bestehen, beinhalten Zähne, die mehr oder weniger stark abgerollt sind. Dies kann sowohl auf intensive Transportprozesse als auch auf eine starke, erosive Aufarbeitung der Objekte zurückzuführen sein. Der Grad der Aufarbeitung von Faunen ist normalerweise über den Zustand der Zähne (Abrollungsgrad) gut herleitbar. Da die Zähne in solchen Assoziationen, die sich üblicherweise als Bonebeds darstellen, meist sehr schlecht erhalten sind, ist eine taxonomische Bearbeitung häufig nur eingeschränkt möglich. Die Diversität ist in solchen Assoziationen häufig nur gering. Infolgedessen ist auch das Nachvollziehen von Transportwegen und damit die Identifikation der Herkunft der jeweiligen Fischreste nur in geringem Umfang möglich. Andere isolierte Fischreste außer Zähnen sind kaum zu erwarten, da sie zumeist erheblich leichter als diese erodieren und damit selektiv aus der Überlieferung verschwinden. Diese Assoziationen können, genau wie solche, die auf eine unbestimmbare zeitliche Kondensation zurückzuführen sind, in ihrer Zusammensetzung keine Informationen mehr über die ehemaligen Biozönosen liefern. Eine statistische Analyse solcher Assoziationen hätte nur geringen Wert, da hier keine palökologisch relevanten Informationen mehr zu erwarten sind. Vielmehr wird ihre Zusammensetzung durch Sortierungen der Größe und der Widerstandsfähigkeit kontrolliert.

Taphozönosen, die zu ungefähr gleichen Teilen aus allochthonen wie auch aus parautochthonen Elementen bestehen, sind, was den Erhaltungszustand der Zähne angeht, sehr heterogen, da die von weiter her stammenden Fischreste zumeist einen etwas stärkeren Abrollungsgrad aufweisen. Andere isolierte Fischreste, wie Placoidschuppen, können auftreten, stehen aber häufig in einem Missverhältnis zu den Zähnen, sowohl bezüglich der Anzahl, als auch bezüglich ihrer Diversität. Die Diversität der Zähne in diesen Assoziationen ist häufig überdurchschnittlich hoch, da hier zu den originalen Faunenelementen die ortsfremden Elemente dazukommen. Sie können in ihrer Zusammensetzung zumindest einen ungefähren Eindruck der ehemaligen Biozönosen eines Groß-Habitats vermitteln, da sie Faunen aus einem größeren räumlichen (im Falle von

Kondensationen auch zeitlichen) Zusammenhang integrieren. Im Einzelfall gestaltet sich die Unterscheidung zwischen allochthonen und parautochthonen Elementen in solchen Assoziationen einzig anhand von morphologischen Merkmalen als sehr schwierig. Zukünftig könnten hier geochemische Methoden wertvolle Dienste bei der Differenzierung leisten. Bis auf weiteres sind statistische Auswertungen solcher Assoziationen nur unter allergrößtem Vorbehalt möglich.

In den hier untersuchten Mikrovertebratenassoziationen finden sich Beispiele für jeden dieser Typen von Taphozönosen. Die Analyse der Faunenzusammensetzung (*community analysis*) beschränkt sich hier auf die Taphozönosen mit überwiegend parautochthonen Elementen aus dem norddeutschen Oberjura und auf einige beispielhafte Horizonte des Boulonnais, in denen die allochthonen Elemente nach gründlicher Überprüfung nur einen geringen Anteil haben. Alle diese behandelten Taphozönosen werden der Einfachheit halber und im Sinne einer besseren Vergleichbarkeit mit anderen Studien mit den oben genannten Einschränkungen als Faunen bezeichnet. Die im Oberjura des norddeutschen Beckens aufgefundenen Faunen werden für die drei Zeitbereiche Oxfordium, Kimmeridgium und Tithonium getrennt behandelt. Die Faunen aus Boulogne, die ein euhalines Milieu charakterisieren, werden nur für die Probenschichten AMW1, CMW3, CMW 4, CMW 6 und ACH2 (Kimmeridgium) miteinander verglichen, da dort die Vermischung mit allochthonen Elementen gering ist. Aus dem Tithonium wird lediglich die Brackwasserfauna der Probe GCR 1 mit berücksichtigt, da hier ausschließlich parautochthone Elemente vorgefunden wurden. Die im systematischen Teil identifizierten Taxa werden zu höherrangigen Taxa zusammengefasst, zumeist Gattungen oder Familien, um den taxonomischen Fehler gering zu halten und eine bessere Vergleichbarkeit zwischen den einzelnen Fischfaunen der jeweiligen Zeitabschnitte zu gewährleisten. In den zugrunde liegenden Auszählungen wurden zur besseren Vergleichbarkeit nur die Kieferzähne der identifizierten Taxa berücksichtigt. Die Placoidschuppen der Elasmobranchier und die Branchialzähne der Actinopterygier wurden nicht mitgezählt, da diese in anderen Relationen zueinander stehen und taxonomisch noch nicht so gut aufzulösen sind. Außerdem hat sich im Falle der Branchialzähne erwiesen, dass sie nicht wie bislang angenommen nur bei Arten von *Lepidotes* in der von MUDROCH & THIES (1996) beschriebenen Form sondern auch bei anderen durophagen Fischen, wie z. B. Arten aus der Gruppe der Pycnodontiformes (KRIWET 1999) auftreten. Da die Zuordnung von Morphotypen hier noch nicht die Auflösung wie für die Kieferzähne hat, ist es ratsam, sie bei den Zählungen wegzulassen, obwohl das für einige Schichten zur Konsequenz hat, dass das Taxon *Lepidotes* dort nicht mehr den prozentualen Anteil hat, den es in vorherigen Zählungen hatte (MUDROCH & THIES 1996).

5.1.2. Fischfaunen im Oberjura von Norddeutschland

5.1.2.1. Oxfordium

Die drei beprobten Schichten von den Lokalitäten des Oxfordiums (Dielmissen, Hirschkopf und Hainholz) repräsentieren Ablagerungen des Korallenooliths, die als Begleitfauna auch Korallen beinhalten (REUTER 2000, SCHÜLKE 1997, SCHÜLKE & HELM 2000, ZAWISCHA & SCHORMANN 1994), und diese müssen als zweifelsfreie Faziesanzeiger für das euhaline Milieu betrachtet werden (BERTLING 1989, 1993). Die drei Probenschichten sind zwar nicht so reich an Mikrovertebraten wie die Schichten des Kimmeridgiums, insgesamt wurden aus ca. 180 kg Gesteinsproben aus allen drei Lokalitäten nur 794 systematisierbare Zähne gewonnen, sie haben aber den Vorteil, dass sie nur wenige allochthone Elemente aufweisen.